



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Comptes Rendus Palevol

www.sciencedirect.com



Systematics beyond phylogenetics

*La systématique au-delà de la phylogénétique***Avant-propos***Le congrès et ce fascicule spécial*

Les dernières Journées d'automne de la SFS (Société française de systématique) ont eu lieu du 8 au 10 octobre 2012, dans l'amphithéâtre principal du CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique) à Paris (Martin, 2013). Le thème, la systématique au-delà de la phylogénétique, souligna le rôle central que la phylogénétique (et donc, la systématique) joue dans plusieurs domaines, tels la conservation, la nomenclature, l'évo-dévo, l'évolution moléculaire, la biologie comparative et la physiologie. Le congrès attira une soixantaine de participants de plusieurs pays (Australie, Belgique, Brésil, États-Unis, France, Grande-Bretagne, Israël et Pays-Bas), incluant quelques conférenciers invités, et bénéficia du soutien financier du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN; 3000 €), du CNRS (qui fournit les locaux gratuitement), de la Société des Amis du Muséum et du Jardin des Plantes (1300 €), et de l'Association Paléontologique Française (250 €). J'ai eu le plaisir d'organiser ce congrès avec la précieuse assistance de plusieurs membres du conseil de la SFS: la vice-présidente (Sophie Nadot), le trésorier (Christophe Daugeron) et le secrétaire (Jean-Yves Dubuisson). Plusieurs volontaires (des étudiants de la région parisienne) ont travaillé au site web (Julien Massoni et Hugo Dutel), à la réception (Fabrice Fack) et à diverses autres tâches (Eduardo Ascarrunz, Élodie Alapetite, Boris Domenech, Fabrice Fack, Fabien Laloy, Julien Massoni et Lorène Marchal), ce qui a permis de limiter les coûts d'inscription à 15–60 €, selon le statut du participant et sa date d'inscription. Comme pour plusieurs actes de congrès, seule une partie des communications est représentée dans ce fascicule thématique, car les autres présentations résumaient des travaux récemment publiés, sous presse, ou qui avaient été conçus pour d'autres revues. Néanmoins, les lecteurs trouveront ci-dessous un échantillonnage représentatif

Foreword*The meeting and this special issue*

The latest fall meeting of the SFS (Société française de systématique) convened on 8–10 October 2012, in the main amphitheater of the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique) in Paris (Martin, 2013). The topic, "Systematics beyond phylogenetics", emphasized the central role that phylogenetics (hence, systematics) plays in a broad range of fields, such as conservation biology, nomenclature, evo-devo, molecular evolution, comparative biology, and physiology. The meeting attracted about sixty participants from several countries (Australia, Belgium, Brazil, France, Israel, the Netherlands, the UK, and the USA), including some guest speakers, and it benefited from the financial support from the Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN; 3000 €), the CNRS (which provided the meeting venue for free), the Société des amis du Muséum et du Jardin des Plantes (1300 €), and the Association Paléontologique Française (250 €). I had the pleasure of organizing the meeting with the invaluable assistance of the SFS's vice-president (Sophie Nadot), treasurer (Christophe Daugeron), and secretary (Jean-Yves Dubuisson). Several volunteers (students from the Parisian area) helped with the website (Julien Massoni and Hugo Dutel), at the reception desk (Fabrice Fack), and with other practical aspects (Eduardo Ascarrunz, Élodie Alapetite, Boris Domenech, Fabrice Fack, Fabien Laloy, Julien Massoni, and Lorène Marchal), which helped to keep the registration cost down to 15–60 €, depending on the status and registration date. As in many conference proceedings, only some of the talks made it into this special issue because several others summarized papers that were recently published, in press in other journals, or had been planned for other journals. Nevertheless, readers will find below a representative sample of the topic covered in the meeting, and all talks and posters

des communications du congrès, et toutes les communications sont évoquées brièvement dans cette introduction.

Évolution moléculaire

Pierre Pontarotti a discuté de l'évolution des protéomes, qu'il aborde grâce au système expert DAGOBAB que son équipe marseillaise a développé. Dans ce fascicule, il présente (avec ses collaborateurs Antonio Hernandez-Lopez et Didier Raoult) une étude d'une possible évolution réticulée à la base des Neoaves (un clade qui inclut tous les oiseaux actuels, sauf les Paleognathae et les Galloanserae), qui pourrait expliquer pourquoi résoudre la phylogénie de ce taxon est très difficile. Les auteurs suggèrent que cette réticulation résulte principalement de l'hybridation, une idée controversée, car d'autres ont interprété le même patron comme indiquant plutôt un tri incomplet des lignées (Matzke et al., 2012) et d'autres encore ont réussi, au moins partiellement, à résoudre la phylogénie de ce clade, à l'aide d'une très grande banque de données de 1541 loci et 32 taxons terminaux (McCormack et al., 2012). Pour clore ce débat, il faudra probablement d'autres analyses et, peut-être, des données supplémentaires.

Deux autres présentations orales ont porté sur l'évolution moléculaire. Philippe Monget (INRA, Nouzilly) a démontré que les gènes codant pour des protéines impliquées dans les interactions entre sperme et ovule évoluent sous sélection positive. Cette même étude démontre que les événements de pseudogénération, perte et gain de gènes, sont plus fréquents chez les mammifères euthériens que chez les téléostéens (Meslin et al., 2012), une conclusion surprenante, car les téléostéens sont généralement considérés comme ayant subi le plus grand nombre de tels changements (Blomme et al., 2006; Sato et Nishida, 2010). Chris Organ (Harvard), qui avait déjà travaillé sur la détermination du sexe chez les reptiles marins du Mésozoïque (Organ et al., 2009) a utilisé une nouvelle méthode bayésienne fondée sur des modèles évolutifs pour chromosomes sexuels, pour inférer des attributs génomiques de dinosaures du Mésozoïque.

Biologie comparative et tendances évolutives

La première présentation de biologie comparative, par Piero G. Delprete (IRD, Cayenne), a illustré la plasticité évolutive des types de fruits des Chiococceae et l'évolution de divers caractères pertinents. Lucas Legendre (UPMC, Paris) a discuté du signal phylogénétique dans les caractères histologiques de l'os, qui a longtemps été débattu. Des analyses récentes démontrent clairement que ce signal est bien présent (Legendre et al., 2013).

La seule présentation sur les tendances évolutives (par Michel Laurin, CNRS, Paris) montra comment la diversité des méthodes utilisées pour déterminer la significativité statistique des tendances nuit aux comparaisons entre études et présenta des simulations qui départagent les méthodes (Laurin, 2010).

presented in the meeting are briefly evoked in this introduction.

Molecular evolution

Pierre Pontarotti spoke about proteome evolution using the expert system DAGOBAB that was developed by his team in Marseille. In this issue, he contributes (along with his collaborators Antonio Hernandez-Lopez and Didier Raoult) a discussion of the possible reticulate evolution that may have occurred at the base of Neoaves (a clade that includes all extant birds, except for Paleognathae and Galloanserae), and that may explain why resolving the phylogeny of this group has been so difficult. They suggest that this reticulation results mainly from hybridization, a controversial idea because others have interpreted the same pattern as evidence of incomplete lineage sorting (Matzke et al., 2012), and still others have at least partly resolved the phylogeny of this clade using a very large dataset of 1541 loci and 32 terminal taxa (McCormack et al., 2012). Resolution of this debate will presumably require several more analyses and perhaps additional data.

Two other talks dealt with molecular evolution. Philippe Monget (INRA, Nouzilly) showed that genes coding for proteins involved in interactions between sperm and ovum evolve under positive selection. The same study also showed that pseudogenization, gene gain and loss are more frequent in eutherian mammals than in teleosts (Meslin et al., 2012), which is surprising given that teleosts are generally considered to have experienced more such changes than other vertebrates (Blomme et al., 2006; Sato and Nishida, 2010). Chris Organ (Harvard), who had already worked on sex determination in Mesozoic marine reptiles (Organ et al., 2009), used a new Bayesian method based on evolutionary models of sex chromosomes to infer genomic attributes of Mesozoic dinosaurs.

Comparative biology and evolutionary trends

The first talk on comparative biology, by Piero G. Delprete (IRD, Cayenne), illustrated the evolutionary plasticity of fruit types in Chiococceae and the evolution of various relevant characters. Lucas Legendre (UPMC, Paris) discussed the phylogenetic signal in bone histological characters, which has long been controversial. Recent analyses clearly show that this signal is present (Legendre et al., 2013).

The single talk on evolutionary trends (by Michel Laurin, CNRS, Paris) showed how the variety of methods used to assess the statistical significance of trends hampers comparisons among studies; he presented simulation-based results that show which methods perform best (Laurin, 2010).

Medicine and physiology

The only physiological talk, by Heather F. Smith (Midwestern University, Glendale), is presented more fully below. It showed, using a dataset of 361 extant (or recently

Médecine et physiologie

La seule présentation physiologique, par Heather Smith (Midwestern University, Glendale), est développée ci-dessous. Elle a montré, à l'aide d'un jeu de données portant sur 361 espèces actuelles (ou récemment éteintes) de mammifères, que l'appendice du cecum est apparu au moins 32 fois dans ce groupe, mais n'a été perdu que sept fois ou moins. Ceci suggère que l'appendice a bien une fonction, contrairement aux idées reçues.

Datation moléculaire et paléontologique

Alex Pyron (université George-Washington, Washington DC) a présenté une méthode récente (datation par *total evidence*) qui combine des données moléculaires et morphologiques de taxons actuels et éteints pour dater l'arbre du vivant. Sa présentation s'appuya sur l'exemple des lissamphibiens (Pyron, 2011). Cette nouvelle méthode prometteuse a l'avantage, par rapport aux méthodes plus anciennes, de ne pas nécessiter de fixer, a priori, des contraintes d'âge à certains nœuds de l'arbre. Hervé Sauquet (université Paris-Sud, Orsay) a discuté des avantages respectifs de diverses contraintes d'âge provenant du registre fossile pour dater *Nothofagus* (Fagales), en portant une attention particulière aux incertitudes concernant les affinités de certains fossiles fragmentaires (Sauquet et al., 2012). Il compare les âges ainsi obtenus à ceux fournis par des calibrations secondaires (moléculaires). Sa contribution à ce fascicule est un guide de datation moléculaire que de nombreux systématiciens souhaitant démarrer dans ce domaine devraient trouver utile.

Évolution du développement

La première présentation, par Michel Laurin (CNRS, Paris) sur l'évo-dévo a porté sur une récente méthode permettant de détecter les hétérochronies. Cette méthode est fondée sur les contrastes phylogénétiques indépendants (Felsenstein, 1985) et la parcimonie des moindres carrés (Maddison, 1991). Des simulations (Germain et Laurin, 2009) ont démontré qu'elle est plus puissante que la méthode établie, consistant à faire une analyse de paires d'événements à l'aide du script Parsimov (Jeffery et al., 2005). La seconde présentation sur ce thème, par Michael K. Richardson (université de Leyde), a discuté des pertes de doigts chez les archosaures et des patrons d'expression géniques pertinents.

Nomenclature biologique

Aharon Oren (université de Jérusalem) a exposé les problèmes liés à la délimitation des espèces de bactéries et d'archées, chez qui le concept d'espèce biologique, largement utilisé chez les eukaryotes, est inapplicable, parce que ces organismes se reproduisent asexuellement et parce qu'ils peuvent échanger des fragments d'ADN avec des taxons assez éloignés. Il démontra que l'utilisation du critère d'hybridation d'ADN pour délimiter les espèces nominales est inadéquate, en illustrant les résultats absurdes

extinct) species of mammals, that the cecal appendix appeared at least 32 times, but was lost no more than seven times over the course of mammalian evolution. This represents significantly more appearances than expected due to chance alone, suggesting that the appendix has an adaptive function, contrary to popular belief.

Molecular and paleontological dating

Alex Pyron (George Washington University, Washington DC) presented a recent method (total evidence dating) that combines molecular and morphological data from extant and extinct taxa to date the Tree of Life, using the example of Lissamphibia (Pyron, 2011). This promising new method has the advantage over older methods of not requiring us to place, a priori, age constraints on the ages of some nodes of the tree. Hervé Sauquet (University of Paris-Sud, Orsay) discussed the advantages of various fossil-based primary dating constraints for *Nothofagus* (Fagales), paying particular attention to uncertainties in the phylogenetic affinities of some fragmentary fossils, and comparing with the ages yielded by some secondary (molecular) dating constraints (Sauquet et al., 2012). His contribution to this issue is a guide to molecular dating that many systematists who want to get started in this field should find useful.

Evolution of development

In the first talk on evo-devo, Michel Laurin (CNRS, Paris) presented a recent method to detect heterochronies. That method, based on phylogenetic independent contrasts (Felsenstein, 1985) and squared-change parsimony (Maddison, 1991), has been shown (Germain and Laurin, 2009), using simulations, to yield better power than the currently established method of event pairing with Parsimov (Jeffery et al., 2005). The second talk on this theme, by Michael K. Richardson (University of Leyden), tackled digit loss in archosaurs and the associated genic expression patterns. The results support Haeckel's discredited theory of recapitulation.

Biological nomenclature

Aharon Oren (University of Jerusalem) discussed the problems linked with delimiting species in bacteria and archaeans. The biological species concept, widely used in eukaryotes, is inapplicable because they reproduce asexually and they can exchange DNA fragments with fairly remote taxa. He showed that the DNA-DNA hybridization criterion used to delimit nominal species is inadequate because the results that would be obtained by applying this criterion to metazoans are absurd. After a talk by Vincent Leignel (Université du Maine, Le Mans), who presented a new condensed nomenclatural convention, the respective advantages of rank-based and phylogenetic nomenclature were presented by Alain Dubois (MNHN, Paris) and David Marjanovic (Natural History Museum, Berlin), and this was followed by a lively discussion in which the whole audience participated.

de l'application de ce critère chez les métazoaires. Après une présentation de Vincent Leignel (université du Maine, Le Mans), relative à une nouvelle convention de nomenclature condensée, les avantages respectifs des nomenclatures Linnéenne–Stricklandienne et phylogénétique ont été présentés par Alain Dubois (MNHN, Paris) et David Marjanovic (musée d'histoire naturelle de Berlin). S'ensuit une discussion animée, à laquelle toute l'audience participa.

Présentations régulières

Une douzaine d'excellentes conférences régulières a été présentée au congrès, dont deux figurent dans ce fascicule. Celle de Philippe Lherminier (Saint-Sulpice-sur-Risle), un expert sur l'espèce (Lherminier, 2009), présente un essai sur la sérendipité et la résilience au cours de la spéciation. Blaise Li (Universidade do Algarve, Portugal) propose une méthode pour déterminer la performance de diverses méthodes analytiques phylogénétiques à l'aide de la congruence, appliquée à des jeux de données empiriques.

Les autres conférences régulières (pas développées en détail ci-dessous) sont présentées brièvement ici. Céline Petitjean (université Aix–Marseille–1) a identifié 250 protéines conservées contenant un signal phylogénétique permettant d'inférer la phylogénie des archées. Donald Davesne (MNHN, Paris) a présenté diverses analyses et sources de données, soutenant généralement la monophylie des acanthomorphes.

Certaines présentations régulières portaient sur des sujets plus théoriques. Fabrice Fack (MNHN, Paris) a étudié les communautés d'utilisateurs de deux logiciels d'analyse phylogénétique, PAUP (Swofford, 2003) et TNT (Goloboff et al., 2008). Jean-François Flot a discuté de critères de délimitation d'espèces, surtout dans un cadre populationnel. Dans la seule présentation de la philosophie des sciences, Anaïs Grand (MNHN, Paris) a discuté de la nature de la théorie taxique de l'évolution. Valérie Laval (INRA, Grignon) a présenté le réseau R-SYST, qui inclut une douzaine d'équipes qui développent des logiciels pour faciliter l'identification d'espèces.

Nous avons également eu droit à d'excellentes présentations de botanique. Nathalie Nagalingum (Royal Botanical Gardens, Sydney) a démontré que les Cycadales, souvent considérées comme des fossiles vivants, se sont diversifiées surtout dans les 12 derniers millions d'années, peut-être à la suite de changements climatiques (Nagalingum et al., 2012). Julien Massoni (université Paris-Sud, Orsay) a discuté de la phylogénie des Magnoliidae, son sujet de thèse (Massoni et al., 2013). Élodie Alapetite (université Paris-Sud, Orsay) a démontré que le nombre d'étamines des palmiers est très variable, à la fois entre taxons étroitement apparentés et même au sein de certaines espèces. Linné, qui avait fondé son système de classification des plantes largement sur de tels caractères sexuels, en aurait été horrifié ! Ana R. Simões (Natural History Museum, London) a présenté une phylogénie des Merremieae (Convolvulaceae), un taxon qui présente une extrême diversité morphologique.

Regular talks

The meeting featured a dozen excellent regular talks, two of which are presented in this issue. One, by Philippe Lherminier (Saint-Sulpice-sur-Risle), an expert on species (Lherminier, 2009), presented an essay about serendipity and resilience in the speciation process. The other, by Blaise Li (Universidade do Algarve, Portugal), proposed a method to assess the performance of various phylogenetic analytical strategies on empirical datasets through congruence.

The other regular talks (not developed below) may be presented briefly. Céline Petitjean (University of Aix–Marseille–1) identified 250 conserved proteins carrying a phylogenetic signal that allowed her to infer a phylogeny of Archaea. Donald Davesne (MNHN, Paris) presented various analyses and types of data that generally support the monophyly of acanthomorph teleosts.

Some regular talks tackled more theoretical or methodological issues. Fabrice Fack (MNHN, Paris) studied the communities of users of two popular phylogenetic packages, PAUP (Swofford, 2003) and TNT (Goloboff et al., 2008). Jean-François Flot (Max Planck Institute, Göttingen) discussed criteria to delimit species, especially in a populational context. Anaïs Grand (MNHN, Paris), in the only philosophical talk of the meeting, discussed the taxic theory of evolution. Valérie Laval (INRA, Grignon) presented the R-SYST network, which is composed of a dozen teams that develop software to facilitate species identification.

The meeting featured several great regular botanical talks. Nathalie Nagalingum (Royal Botanical Gardens, Sydney) showed that cycads, often considered living fossils, diversified mostly in the last 12 million years, perhaps as a result of climatic changes (Nagalingum et al., 2012). Julien Massoni (University of Paris-Sud, Orsay) discussed the phylogeny of magnoliids, the topic of his doctoral thesis (Massoni et al., in press), and Élodie Alapetite (University of Paris-Sud, Orsay) showed that in palm trees, the number of stamens is highly variable in closely related taxa and even within several species, something that would have horrified Linnaeus, who based his taxonomy of plants largely on such sexual characters ! Ana R. Simões (Natural History Museum, London) discussed the phylogeny of bindweeds (Merremieae, Convolvulaceae), a taxon that harbors much morphological diversity.

Posters and conclusion

The meeting ended with several posters, each of which was presented very briefly by one of its authors (about three minutes, plus two for questions). Several botanical works were thus presented. Thaís Elias Almeida (Universidade Federal de Minas Gerais, Brazil) presented a molecular phylogeny of Thelypteridaceae, a fern taxon. M. Larter (University of Bordeaux, Talence) discussed the evolution of drought tolerance in conifers. Zohreh Toghranegar (University of Paris-Sud, Orsay) analyzed the evolution and development of pollen grains in Bromeliaceae.

Présentations affichées et conclusion

Le congrès s'est clôturé par une séance de courtes présentations de communications affichées (environ trois minutes par communication, plus deux minutes de questions). Plusieurs travaux de botanique y figurèrent. Thaïs Elias Almeida (Universidade Federal de Minas Gerais, Brésil) présente une phylogénie moléculaire des Thelypteridaceae, un taxon de fougères. M. Larter (université de Bordeaux, Talence) discuta de l'évolution de la tolérance à la sécheresse chez les conifères. Zohreh Toghranegar (université Paris-Sud, Orsay) analysa l'évolution et le développement des grains de pollen chez les broméliacées.

La zoologie fut également bien représentée. Ninon Robin (MNHN, Paris) présenta des données préliminaires sur un énigmatique épibionte bioérodant qu'on a retrouvé sur des crustacés actuels et fossiles, ce qui atteste l'ancienneté de cette association. Virginie Roy (université Paris-Est, Créteil) présenta sa nouvelle phylogénie des termites. Fabien Laloy (MNHN, Paris) résuma son étude (Laloy et al., 2013) d'un anoure momifié de l'Éocène.

Enfin, on peut considérer que ce congrès fut un succès (Martin, 2013). Malheureusement, seulement cinq articles provenant du congrès figurent dans ce fascicule, mais ils illustrent bien la grande diversité des thèmes abordés dans le cadre de ce symposium.

Remerciements

La version française du texte a été relue par Marine Fau, la version anglaise a été corrigée par Heather M. Smith, et les deux versions ont été améliorées par Hervé Sauquet et Héléne Paquet.

References

- Blomme, T., Vandepoel, K., Bodd, S.D., et al., 2006. The gain and loss of genes during 600 million years of vertebrate evolution. *Genome Biol.* 7, 1–12.
- Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125, 1–15.
- Germain, D., Laurin, M., 2009. Evolution of ossification sequences in salamanders and urodele origins assessed through event-pairing and new methods. *Evol. Dev.* 11, 170–190.
- Goloboff, P.A., Mattoni, C.I., Quinteros, A.S., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774–786.
- Jeffery, J.E., Bininda-Emonds, O.R.P., Coates, M.I., et al., 2005. A new technique for identifying sequence heterochrony. *Syst. Biol.* 54, 230–240.
- Laloy, F., Rage, J.C., Evans, S.E., et al., 2013. A re-interpretation of the Eocene anuran *Thaumastosaurus* based on microCT examination of a 'mummified' specimen. *PLoS ONE* 8, e74874.
- Laurin, M., 2010. Assessment of the relative merits of a few methods to detect evolutionary trends. *Syst. Biol.* 59, 689–704.
- Legendre, L., Le Roy, N., Martinez-Maza, C., et al., 2013. Phylogenetic signal in bone histology of amniotes revisited. *Zool. Scr.* 42, 44–53.
- Lherminier, P., 2009. *Le mythe de l'espèce*. Ellipses, Paris, pp. 238.
- Maddison, W.P., 1991. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. *Syst. Zool.* 40, 304–314.
- Martin, P., 2013. Journées annuelles 2012 : « La systématique au-delà de la phylogénétique » 8–10 octobre 2012, Paris. *Bull. Soc. Fr. Syst.* 49, 12–14.

Other posters concerned zoology. Ninon Robin (MNHN, Paris) presented preliminary data about an enigmatic bioeroding epibiont found on extant and extinct crustaceans, which shows that this association is ancient. Virginie Roy (Université Paris-Est, Créteil) discussed her new phylogeny of a group of termites (Nasutitermes). Fabien Laloy (MNHN, Paris) presented a study based on 3D imaging (CT-scanning) of a mummified Eocene anuran (Laloy et al., 2013).

To sum up, it could be said that this was a successful meeting (Martin, 2013). Unfortunately, only five papers from the meeting made it into this issue, but these five papers illustrate the great diversity of topics covered in the symposium.

Acknowledgments

The French version of this text was proofread by Marine Fau, the English version was read by Heather M. Smith, and both versions were improved by Hervé Sauquet and Héléne Paquet.

Michel Laurin
Département « Histoire de la Terre », Centre
de recherches sur la paléobiodiversité et les
paléoenvironnements, UMR 7207,
CNRS/MNHN/UPMC, Muséum national
d'histoire naturelle, bâtiment de géologie,
case postale 48, 57, rue Cuvier,
75231 Paris cedex 05, France

E-mail address: michel.laurin@upmc.fr

Available online 1 November 2013

- Massoni, J., Forest, F., Sauquet, H., 2013. Increased sampling of both genes and taxa improves resolution of phylogenetic relationships within Magnoliidae, a large and early-diverging clade of angiosperms. *Mol. Phylogenet. Evol.*
- Matzke, A., Churakov, G., Berkes, P., et al., 2012. Retroposon insertion patterns of Neoavian birds: strong evidence for an extensive incomplete lineage sorting era. *Mol. Biol. Evol.* 29, 1497–1501.
- McCormack, J.E., Harvey, M.G., Faircloth, B.C., et al., 2012. A phylogeny of birds based on over 1,500 loci collected by target enrichment and high-throughput sequencing. *PLoS ONE* 8, 1–11.
- Meslin, C., Mugnier, S., Callebaut, I., et al., 2012. Evolution of genes involved in gamete interaction: evidence for positive selection, duplications and losses in vertebrates. *PLoS ONE* 7, 1–8.
- Nagalingum, N.S., Marshall, C.R., Quental, T.B., et al., 2012. Recent synchronous radiation of a living fossil. *Science* 334, 796–799.
- Organ, C.L., Janes, D.E., Meade, A., et al., 2009. Genotypic sex determination enabled adaptive radiations of extinct marine reptiles. *Nature* 461, 389–392.
- Pyron, R.A., 2011. Divergence-time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. *Syst. Biol.* 60, 466–481.
- Sato, Y., Nishida, M., 2010. Teleost fish with specific genome duplication as unique models of vertebrate evolution. *Environ. Biol. Fish.* 88, 169–188.
- Sauquet, H., Ho, S.Y.W., Gandolfo, M.A., et al., 2012. Testing the impact of calibration on molecular divergence times using a fossil-rich group: the case of *Nothofagus* (Fagales). *Syst. Biol.* 61, 289–313.
- Swofford, D.L., 2003. PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.